

博士（農 学） 松 木 佐和子

学 位 論 文 題 名

カバノキ科樹木を中心とした落葉広葉樹の
被食防衛の種特性に関する研究

学 位 論 文 内 容 の 要 旨

第1章：森林の初期更新過程には、光や湿度などの無機的ストレスのみならず、食葉性の動物や昆虫などの生物的ストレスが多大な影響を及ぼすことが示唆されている。また、生物の種多様性の維持には、植食者に対する植物の防御メカニズムの多様化が重要であることも指摘されはじめている。これまで、植物の防御の多様化がいかにしたらされるかについて、いくつかの仮説が構築されている。従来提唱された「成長」と「防御」のトレードオフ仮説（GDB仮説）や、Cost-Benefit仮説、炭素と栄養のバランス仮説（CNB仮説）によって植物の防御メカニズムの大枠は説明された。しかし、それぞれの種に特有な防御システムに注目した研究はまだ十分とは言えない。本研究では、様々な成長特性を獲得することで多様な環境条件に適応放散し、日本の冷温帯に広い分布域を持つカバノキ科樹木を対象として、防衛の種特性がもたらされる機構について解明することを目的として、以下の研究を行った。

第2章：野外におけるカバノキ科樹木の季節を通した食害状況を調べるために、北海道大学苫小牧研究林と森林総合研究所羊ヶ丘実験林に生育する4種のカバノキ科稚樹（2～5年生）を対象に各個体の食害率を調べると同時に、葉の防御形質の分析を毎月1回行った。生育後期まで新しい葉を展開し続ける「順次開葉型」のケヤマハンノキやシラカンバでは、食害のピークは7月だったのに対し、春の開葉後は新しい葉をほとんど展開しない「一齊開葉型」のアサダやサワシバでは6月に食害のピークが見られ、生育後期に進むにつれ食害率は低下した。葉の食害率と防御形質との関係を見ると、炭素/窒素比が高く、縮合タンニン量の多い葉を持つ種、あるいは個体では食害率が低いことが分かった。

第3章：カバノキ科を中心とした7種の稚樹葉の防衛能力を比較するために、広食性の蛾の幼虫であるエリサンを用いた生物検定実験を行った。全天下で栽培した各種2年生稚樹の夏季の葉を与えたところ、エリサンの生存日数はケヤマハンノキを摂食させた個体で最も長く、続いてウダイカンバ、サワシバ、シラカンバ、ミズナラ、アサダと続き、イタヤカエデで最も短かった。エリサンの生存日数には窒素含量と炭素含量とは正の相関関係が、葉の平均寿命、縮合タンニン量、総フェノール量、硬さとは負の相関関係が見られた。

以上二つの調査から、植食者への防衛として縮合タンニンや総フェノールなどの二次代謝産物、また硬さなどの物理的防衛が有効であること、その防衛能力は種によって、また時期によって異なる事が明らかになった。

第4章：葉の寿命や光合成能力と防御形質にどのような種間関係が見られるかを調べるため、全天下と被陰下で栽培した8種の2年生稚樹の葉について光合成と防衛に関する測定・分析を、葉の安定期間で

ある夏季に行った。その結果、光飽和での光合成速度は寿命が短い葉を有する種で高く、逆に葉のLMA（単位面積あたりの葉乾重量；葉の強度を代表する）や硬さは寿命が長い葉を有する種で高い傾向が見られた。しかし、総フェノール量や縮合タンニン量は葉の寿命や飽和光合成速度とは相関が見られなかった。一方、総フェノール量は窒素利用効率（窒素量あたりの光飽和での光合成速度）と強い負の相関関係が見られ、防御物質の合成には光合成に使われない余剰な窒素量が重要であることが示唆された。

第5章：異形葉（春葉・夏葉）を持つカバノキ属3種間で、季節を通した防御特性の違いを明らかにするために、成長パタンと防御形質を2年生稚樹について調べた。また比較として、典型的な順次開葉型であるケヤマハンノキ、典型的な一齊開葉型であるミズナラについても調べた。その結果、特に生育前期の成長速度が速いケヤマハンノキやシラカンバ、ダケカンバでは生育初期である5月の葉の防御能力が7月や10月の葉よりも高い傾向を示した。一方、成長速度が生育期間を通して比較的遅いウダイカンバやミズナラでは、5月よりも7月や10月の葉の防御能力が高い傾向を示した。ウダイカンバでは特に、葉の硬さや棘状組織（トリコーム）密度などの物理的防御が他種よりも顕著であった。同様の栽培実験において、春の食害を想定し、5月に葉身の半分を切除する処理を施したところ、ケヤマハンノキとシラカンバでは切葉に伴う生存率低下や成長抑制が見られたが、ダケカンバ、ウダイカンバ、ミズナラでは当年の成長に切葉の影響はほとんど見られなかった。以上二つの実験から、ケヤマハンノキ、シラカンバ、ダケカンバの生育初期は成長速度も高く、当年の成長にとって重要な光合成活動の時期であり、その時期の葉には生育期間の中で最も高い防御形質が見られた。一方、ウダイカンバの成長速度は他のカバノキ科樹木に比べて低く、ミズナラと同様に生育後期ほど防御形質が高まった。これらの結果から、春葉の光合成生産に依存的な成長を示す種では、春先の葉に最も防御コストがかけられ、貯蔵物質依存型の種は生育後期になるにつれて防御にコストがかけられる、という防御戦略の違いがあることが示唆された。

第6章：2章と同様の方法で林冠木の葉の食害や防御パタンについて調べた。食害率のピークはどの種も6月と9月に見られた。また防御はどの種も開葉直後は低く、落葉期前に最も高くなる傾向にあった。ケヤマハンノキ、シラカンバ、ウダイカンバについて林冠木と2年生稚樹の防御を比較したところ、縮合タンニン量はどの種も林冠木が稚樹よりも高い傾向にあったが、ケヤマハンノキではむしろ稚樹の方が総フェノール量が高かった。また葉の硬さの指標となるLMAは林冠木よりもむしろ稚樹の方が高かった。

第7章：上昇し続ける大気中CO₂濃度が葉の防御形質に、どのような影響をもたらすかについて調べるため、環境制御実験を行った。360ppmCO₂濃度下と比較して720ppmCO₂濃度下で栽培された6種全ての稚樹において、防御形質の増加が見られたが、その増加率は種依存的であった。

第8章：以上の研究から、カバノキ科樹木それぞれの防御に関する種特性が明らかになった。

- 1) 野外観察と実験昆虫幼生を用いた摂食試験の結果から、縮合タンニンや総フェノール、また葉の硬さといった形質が植食者への防御として有効であることが明らかになった。夏季の葉では、寿命が短い葉を持つ種ほど食べられやすく、寿命が長い葉を持つ種ほど食べられにくい傾向が見られ、これはGDB仮説やCost-Benefit仮説を支持する結果であった。
- 2) カバノキ属3種に関して防御の季節変化と食害に対する感受性を調べたところ、当年の成長に重要な影響をもたらす春葉を持つシラカンバやダケカンバでは5月の春葉で防御が高く、成長速度が年間を通して一定かつ貯蔵資源依存型のウダイカンバでは7月や10月の夏葉で防御が高かった。この結果は最適防御(Optimal Defense)仮説を支持していた。

- 3) 林冠木の食害や防御パターンは稚樹とは大きく異なり、林冠木はどの種も同様の食害ピークや防御パターンを示した。防御は必ずしも林冠木が稚樹よりも高いわけではなかった。また、大気中 CO_2 濃度が上昇している環境下では、ほとんどの防御形質が増加し、これはCNB仮説を支持していた。これらの結果を基礎に、生物多様性保全を考慮した森林の維持管理に関する考察を行った。

学位論文審査の要旨

主査 教授 小池 孝良
副査 教授 田原 哲士
副査 教授 寺沢 実
副査 助教授 日浦 勉
副査 教授 大串 隆之(京都大学生態学研究センター)

学位論文題名

カバノキ科樹木を中心とした落葉広葉樹の 被食防衛の種特性に関する研究

本研究は 138 ページの和文論文で、引用文献 154 を含み、8 章で構成されている。他に参考論文 11 編が添えられている。

これまで植物の防御については、「成長」と「防御」のトレードオフ仮説 (GDB 仮説) や、炭素と栄養のバランス仮説 (CNB 仮説) によってその大枠は説明されてきた。しかし、それぞれの種に特有な防御システムに注目した研究はまだ十分とは言えない。本研究では、様々な成長特性を獲得することで多様な環境条件に適応放散し、日本の冷温帯に広い分布域を持つカバノキ科樹木を主な対象として、防御の種特性がもたらされる機構について解明し、森林保護の基礎資料を得ることを目的として、以下の研究を行った。

カバノキ科樹木の季節を通じた食害状況を調べるために、森林総合研究所羊ヶ丘実験林と苫小牧研究林に生育する 4 種のカバノキ科稚樹 (2~5 年生) を対象に各個体の食害率と葉の防御形質の分析を毎月 1 回行った。生育後期まで新しい葉を展開し続ける「順次開葉型」のケヤマハンノキやシラカンバでは、食害のピークは 7 月だったのに対し、「一斉開葉型」のアサダやサワシバでは 6 月に食害のピークが見られ、生育後期には食害率は低下した。葉の食害率と防御形質との関係を見ると、炭素/窒素比が高く、縮合タンニン量の多い葉を持つ種、あるいは個体では食害率が低いことが分かった。

カバノキ科を中心とした 7 種の稚樹葉の防御能力を比較するために、広食性の蛾の幼虫であるエリサンを用いた生物検定実験を行った。全天下で栽培した各種 2 年生稚樹の夏季の葉を与えたところ、エリサンの生存日数には葉の窒素含量と炭素含量とは正の相関関係が、葉の平均寿命、縮合タンニン量、総フェノール量、硬さとは負の相関関係が見られた。

葉の寿命や光合成能力と防御形質の間に存在する種間関係を調べるため、全天下と被陰下で栽培した 8 種の 2 年生稚樹の葉について光合成と防御に関する測定・分析を、葉

の安定期間である夏季に行った。その結果、光飽和での光合成速度($Psat$)は寿命が短い葉を有する種で高く、逆に葉の硬さは寿命が長い葉を有する種で高い傾向が見られた。しかし、総フェノール量や縮合タンニン量は葉の寿命や $Psat$ とは相関が見られなかつた。一方、総フェノール量は窒素利用効率（窒素量あたりの $Psat$ ）と強い負の相関関係が見られ、防御物質の合成には光合成作用に関与しない余剰な窒素量が重要であることが示唆された。

異形葉（春葉・夏葉）を持つカバノキ属 3 種間で、季節を通した防御特性の違いを明らかにするために、成長パターンと防御形質を 2 年生稚樹について調べた。また比較として、ケヤマハンノキ、ミズナラについても調べた。その結果、特に生育前期の成長速度が速いケヤマハンノキやシラカンバ、ダケカンバでは生育初期である 5 月の葉の防御能力が 7 月や 10 月の葉よりも高い傾向を示した。一方、成長速度が生育期間を通して比較的遅いウダイカンバやミズナラでは、5 月よりも 7 月や 10 月の葉の防御能力が高い傾向を示した。ウダイカンバでは特に、葉の硬さや棘状組織（トリコーム）密度などの物理的防御が他種よりも顕著であった。同様の栽培実験において、春の食害を想定し、5 月に葉身の半分を鋸で切除する処理を施したところ、ケヤマハンノキとシラカンバでは切葉に伴う生存率低下や成長抑制が見られたが、ダケカンバ、ウダイカンバ、ミズナラでは当年の成長に切葉の影響はほとんど見られなかつた。以上二つの実験から、ケヤマハンノキ、シラカンバ、ダケカンバの生育初期は成長速度も高く、当年の成長にとって重要な光合成活動の時期であり、その時期の葉には生育期間の中で最も高い防御形質が見られた。一方、ウダイカンバの成長速度は他のカバノキ科樹木に比べて低く、ミズナラと同様に生育後期ほど防御形質が高まつた。これらの結果から、春葉の「価値」が高い種では、春先の葉に最も防御コストがかけられていることが示唆された。

林冠木の葉の食害や防御パターンについても調べた。食害率のピークはどの種も 6 月と 9 月に見られた。また防御はどの種も開葉から落葉期に向けて高くなる傾向があり、稚樹で見られたような防御の季節パターンの種特性は見られなかつた。また、上昇し続ける大気中 CO_2 濃度が葉の防御形質に、どのような影響をもたらすかについて調べるために、環境制御実験を行つた。360ppm CO_2 濃度下と比較して 720ppm CO_2 濃度下で栽培された 6 種全ての稚樹において、防御形質の増加が見られたが、その増加率は種依存的であった。

以上のように本研究では、カバノキ科樹木の防御に関する種特性を様々な面から明らかにし、防御レベルは単に「資源の制約」によってのみ説明されるものではなく、その時その種が持つ葉の「価値」と被食の「リスク」が重要であることを示唆した。これらの成果は、急務とされる森林の活力を高め健全性を維持する森林の保護管理への基礎情報を提供する内容である。よって審査員一同は、松木佐和子が博士（農学）の学位を受けるに充分な資格を有するものと認めた。